doi:10.13866/j.azr.2019.02.18

科尔沁沙地混生小叶锦鸡儿和人工杨树光合特性及其对气候的响应①

包永志[1]， 刘廷玺[1,2]， 段利民[1,2]， 王冠丽[1,2]， 祁秀娇[1]， 黄天宇[1]， 黎明扬[1]
（1. 内蒙古农业大学水利与土木建筑工程学院,内蒙古 呼和浩特 010018;
2. 内蒙古自治区水资源保护与利用重点实验室,内蒙古 呼和浩特 010018）

摘 要：利用 LI－6400 光合作用仪野外原位测定混生的小叶锦鸡儿（*Caragana microphylla*）和人工杨树（*Populus* spp.）的光合特性,通过对比分析这两种天然和人工植物干旱时期与降水后光合特性的差异及其与生理环境因子的关系,揭示其对干旱和降水的适应特性和响应机制。结果表明:① 干旱时期,两种混生植物的净光合速率（P_n）、蒸腾速率（T_r）和气孔导度（G_s）大幅下降,出现明显的“午休”现象,且峰值提前,降水后小叶锦鸡儿“午休”现象消失;② G_s 和光合有效辐射（*PAR*）是影响小叶锦鸡儿和人工杨树 P_n 的主要生理和环境因子,干旱时期,小叶锦鸡儿光合特性主要受气孔调节作用的影响,降水后主要受环境因子（*PAR*）的影响;人工杨树不论在干旱时期还是降水后,其光合生理特性都相对较为稳定,且主要受 *PAR* 的影响;③ 小叶锦鸡儿通过保持较低的气孔开放程度,维持较低的 T_r 和较高的水分利用效率（*WUE*）,以适应干旱环境,人工杨树则通过较高的 P_n、T_r 和较低的 *WUE* 避免干旱胁迫的影响;降水后,小叶锦鸡儿光合特性的变化较人工杨树显著,对降水的响应更加强烈。混生群落中,小叶锦鸡儿和人工杨树对干旱和降水的适应机制明显不同,小叶锦鸡儿对环境变化的适应性更强。

关键词：光合特性; 小叶锦鸡儿（*Caragana microphylla*）; 人工杨树（*Populus* spp.）; 干旱; 降水; 科尔沁沙地; 内蒙古

小叶锦鸡儿（*Caragana microphylla*）是科尔沁沙地分布最为广泛的固沙物种之一,其具有根系庞大、枝条再生能力强、耐干旱、耐风蚀等特点[1-2]。近些年,随着防风固沙政策的逐步推进,人工杨树（*Populus* spp.）开始大面积种植,其具有生长迅速、适应性强、易繁殖、喜光、耐寒、耐瘠薄等特点,形成了小叶锦鸡儿与杨树混生的固沙格局[3]。荒漠化地区,土壤水分、气温、光照等气象环境因子是影响植物生长的重要因素,植物的光合特性可以反映其对环境变化的适应特性和响应机制,不同生活型植物对环境变化的适应机制不同[4-5]。因此,研究科尔沁沙地典型灌木和乔木光合特性对环境变化的响应,对揭示荒漠化地区植物对环境变化的适应特性和机理具有重要意义。

近年来,有关干旱半干旱地区植物光合特性的研究较多,如李熙萌等[5]研究了自然条件下科尔沁沙地差巴嘎蒿的光合特性,通过对比不同水分条件下差巴嘎蒿的气体交换特性,揭示了差巴嘎蒿对土壤水分变化的响应机制;秦景和韩刚等[6-7]通过研究几种沙生灌木光合生理特征与土壤含水率的关系,得出不同品种的灌木对土壤含水率的响应明显不同,且对干旱胁迫的适应机制不同;迟琳琳[8]研究了科尔沁沙地 4 种灌木对干旱胁迫的生理响应,通过光合参数和生理指标的测定,得出不同灌木间光合参数变化规律相似,而种间生理指标差异显著;付士磊等[9]探讨了干旱胁迫对杨树光合生理指标的影响,认为干旱会导致净光合速率（P_n）的下降,干旱前期杨树 P_n 下降的主要原因是受气孔限制,而干旱后期非气孔因素成为限制光合作用的主要因子。目前,很多研究都是针对灌木或乔木单一群落的光合特性对干旱的响应机制,关于荒漠化地区灌木和乔木混生群落中,不同生活型植物的光合特性对干旱和降水响应的研究还不多见。

科尔沁沙地面积约 5.06×10^4 km^2,是我国北方

① **收稿日期：**2018－07－06; **修订日期：**2018－09－12
基金项目：国家自然科学基金重点国际合作研究与重点、地区项目（51620105003,51139002,51369016）资助;教育部创新团队发展计划（IRT_17R60）;科技部重点领域科技创新团队（2015RA4013）;内蒙古自治区草原英才产业创新创业人才团队、内蒙古农业大学寒旱区水资源利用创新团队（NDTD2010－6）;内蒙古自治区高等学校“青年科技英才支持计划”（NJYT－18－B11）
作者简介：包永志（1994－）,男,硕士研究生,主要从事寒旱区生态水文研究. E-mail: byz6618@163.com
通讯作者：刘廷玺. E-mail: txliu1966@163.com

典型的生态脆弱区[10]，近年来人类活动对该地区生态环境的影响逐渐加剧，如过度放牧、开垦和城市建设等活动导致天然植被大面积削减，进一步加剧了荒漠化程度[11]。水是影响干旱半干旱地区植物生长的主要因素，对其光合和蒸腾等生理过程具有重要影响[12]。因此，研究持续干旱和降水等特殊水文情形对植物光合特性的影响，对揭示荒漠化地区植被对极端干旱和降水的适应机制具有重要的学术价值。本研究在 2017 年 5—7 月下旬恰好捕捉到了科尔沁沙地发生持续干旱，而 7 月下旬到 8 月下旬连续降水量达 340 mm（占全年降水总量的 80.3%）的两种极端水文情景，野外原位动态测试了混合生长的小叶锦鸡儿和人工杨树的光合作用及环境因子，通过研究其光合特性及其对极端干旱和降水的响应规律，以期为科尔沁沙地天然和人工植被生态水文过程、植被保护和适应性研究提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于科尔沁沙地东南边缘的阿古拉生态水文试验站，行政区隶属于内蒙古通辽市科尔沁左翼后旗，地处 122°32′30″～122°41′00″E，43°18′48″～43°21′24″N，面积约 55 km^2。地势南北高、中间低，沙丘与草甸相间分布。研究区属于温带半干旱大陆性季风气候，年平均气温 6.6 ℃；年平均相对湿度 55.8%，多年平均降雨量 389 mm，多年平均蒸发量 1 412 mm。主要固沙植被有小叶锦鸡儿（*C. microphylla*）、差巴嘎蒿（*Artemisia halodendron*）、黄柳（*Salix gordejevii*）等，草甸区植被以羊草（*Leymus chinensis*）、芦苇（*Phragmites australis*）为主。近些年，人工杨树（*Populus* spp.）广泛种植，改变了沙丘地带的植被格局。研究区土壤类型为沙土、沙壤土和壤沙土，有机质含量低下[13-14]。

1.2 研究材料

试验选取固定沙丘小叶锦鸡儿和人工杨树混生群落为研究对象，选取 20 m×20 m 的代表性样方开展植物生态学调查统计。样方内小叶锦鸡儿和人工杨树群落平均树龄分别为 5～6 a 和 8～10 a，平均株高分别为 1.76 m 和 7.00 m；小叶锦鸡儿的平均基径为 0.014 m，杨树的平均胸径为 0.156 m。植物长势较为均一，且地势较为平坦。开展光合作用试验所选取的小叶锦鸡儿和人工杨树的株高分别为 1.67 m 和 6.80 m；小叶锦鸡儿的基径为 0.014 m，杨树的胸径为 0.153 m，可以较好的代表样方平均水平。

1.3 试验方法

试验选取长势一致、生长健康植株中上部位 3～5 条枝条上的 3～5 片叶片，分阳生和阴生进行测定，以代表叶片光合特性的平均水平。在测试日 5:00—18:00 时每隔 1 h，用 LI-6400（Li-Cor 6400，Licoln，NE，USA）光合作用仪测定小叶锦鸡儿和人工杨树的 P_n、蒸腾速率（T_r）、气孔导度（G_s）、光合有效辐射（*PAR*）等生理及生态因子，每次测试均重复 3 次，并取 3～5 组叶片进行组内重复。对测试叶片进行标记编号，试验结束后摘下测试叶片，对不能占满整个叶室的叶片用方格纸重新计算其叶面积和各个参数。利用 Campbell 自动标准气象站同步监测大气温度（T_a）、空气相对湿度（*RH*）、降水量和 10 cm、20 cm、40 cm、80 cm 处土壤含水率等环境因子。

为了反映天然状态下小叶锦鸡儿和人工杨树的光合特性，本试验未对温度和 CO_2 进行控制，根据所测得的生理及环境因子，计算小叶锦鸡儿和人工杨树的水分利用效率（$WUE=P_n/T_r$）和气孔限制值（$L_s=1-C_i/C_a$）[4,15]，其中 C_i 和 C_a 分别为胞间 CO_2 浓度和大气 CO_2 浓度。干旱和降水的测试日按照严巧娣等[16]的研究成果进行划分，即干旱测试日选择连续 40 d 无≥6.0 mm 有效降水之后的日期，降水测试日选择连续 4 d 内降水量超过 80.0 mm 之后的日期。本试验选取的干旱测试日期为 7 月 5 日，之前已连续 40 d 无有效降水；选取降水测试日期为 8 月 20 日，8 月 15—18 日连续降水量为 92.6 mm。

1.4 数据处理

将 P_n 与生理和环境因子进行相关分析和逐步回归分析，得到 P_n 与各个影响因子之间的相关系数和多元回归方程。在逐步回归分析的基础上进行通径分析，可以将相关系数分解为直接通径系数和间接通径系数，据此来区分各生理及环境因子对 P_n 的相对重要性[17]。

决策系数是通径分析中的决策指标，它可将各生理和环境因子对 P_n 的综合作用进行排序，确定主要决策变量和限制因子。决策系数的计算公式为：

$$R^2_{(i)}=2P_i r_{iy}-P_i^2$$ [18]

式中：P_i 为自变量 i 对其因变量 y 的直接通径系数；r_{iy} 为自变量 i 对其因变量的相关系数，决策系数可

以反映自变量对因变量作用的大小,决策系数大的为其主要决策变量,决策系数小且为负的是其主要限制变量。以上数据分析利用 SPSS 22.0 数据分析软件完成,并应用 Origin 9.0 绘图。

2 结果与分析

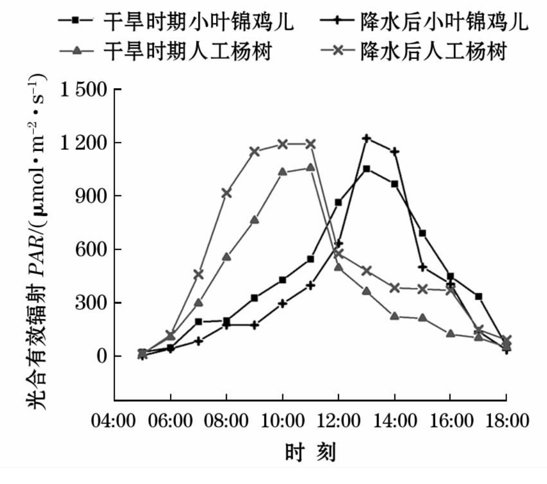
2.1 干旱时期和降水后光合特性及环境因子的变化

2.1.1 环境因子的日变化规律 由图 1 和表 1 可知,干旱时期和降水后,*PAR* 均呈单峰形曲线,由于测定位置的不同,以及相对较高的人工杨树对小叶锦鸡儿光源造成的遮挡效应,致使小叶锦鸡儿 *PAR* 峰值出现时间相比人工杨树迟滞 2 h,分别出现在 13:00 和 11:00。T_a 变化趋势相似,最高气温均出现在 14:00,峰值分别为 43.27 ℃和 38.29 ℃。*RH* 变化趋势相似,均呈现出波动下降趋势,其日均值分别为 25.56% 和 61.30%,差异显著。

2.1.2 光合特性的日变化规律 从图 2 和表 1 可知,干旱时期,小叶锦鸡儿和人工杨树 P_n、T_r 和 G_s 的变化规律相似,均呈不对称双峰曲线;"午休"现象明显,谷底值大都出现在 14:00,且小叶锦鸡儿 P_n、T_r 和 G_s 的均值和峰值均低于人工杨树,两种植物的 P_n 和 T_r 对 G_s 有延迟现象,14:00 两种植物的 G_s 均达到谷底,此时植物出现"午休"现象,P_n 和 T_r 也降到谷底;两种植物的 *WUE* 变化趋势相似,最高值均出现在 6:00 左右,随后波动下降,小叶锦鸡儿 *WUE* 高于人工杨树。降水后,小叶锦鸡儿"午休"现象消失,P_n、T_r、G_s 涨幅较大,日均值较干旱时期差异显著,且峰值延后,其均值和峰值均高于人工杨树,小叶锦鸡儿光合特性变化较为剧烈,而人工杨树光合特性变化较平缓,种间差异显著。由于降水后土壤水分供应充足、*RH* 较大,为植物光合和蒸腾作用提供了有利条件,促使 T_r 随着光合 *PAR* 的增大而逐渐增强,T_r 对 *PAR* 表现出延迟效应,14:00 左右 T_r 达到峰值。降水后,小叶锦鸡儿的 *WUE* 较干旱时期降低了 33.74%,而人工杨树的 *WUE* 却较干旱时期提高了 58.28%。干旱时期和降水后,两种植物的叶面水汽压差(*VPD*)、叶片温度(T_l)的变化规律与 *RH* 的变化规律完全相反,随着 T_l 升高及 *RH* 的降低,*VPD* 呈上升趋势,两种植物的 *VPD* 和 T_l 变化规律相似,均呈单峰曲线,峰值均出现在 14:00 左右;降水后由于 T_a 和 *RH* 等微气象环境的变化,两种植物 *VPD* 和 T_l 明显降低,日均值较干旱时期差异显著。干旱时期和降水后,两种植物的 C_i、L_s 变化规律相似,且 C_i 与 L_s 的变化规律完全相反,小叶锦鸡儿 C_i 与 L_s 大致呈正"V"和倒"V"形曲线,人工杨树的 C_i 与 L_s 大致呈"M"和"W"形曲线,两种植物的 C_i 均呈现出早晚高中午低的变化趋势,小叶锦鸡儿 C_i 的日均值和峰值均低于人工杨树。降水后 L_s 较干旱时期低,日均值较干旱时期差异显著,但小叶锦鸡儿的 L_s 始终高于人工杨树,说明小叶锦鸡儿对气孔的控制能力强于人工杨树。

2.2 干旱时期和降水后 P_n 与主要生理及环境因子的关系

2.2.1 P_n 对其他生理指标和环境因子的响应 由表 2 可知,干旱时期,小叶锦鸡儿 P_n 与 G_s 成极显著相关,与 *PAR* 和 *RH* 成正相关,与 *VPD*、C_i、T_l 和 T_a 成负相关,但均未达到显著水平。降水后,小叶锦鸡



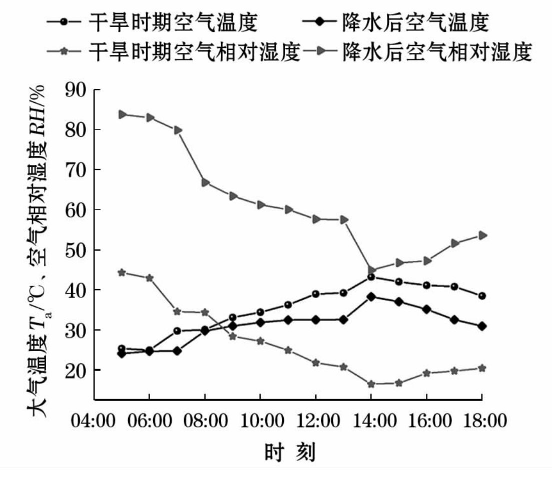


图 1 环境因子日变化规律

Fig. 1 Daily variation of environmental factors

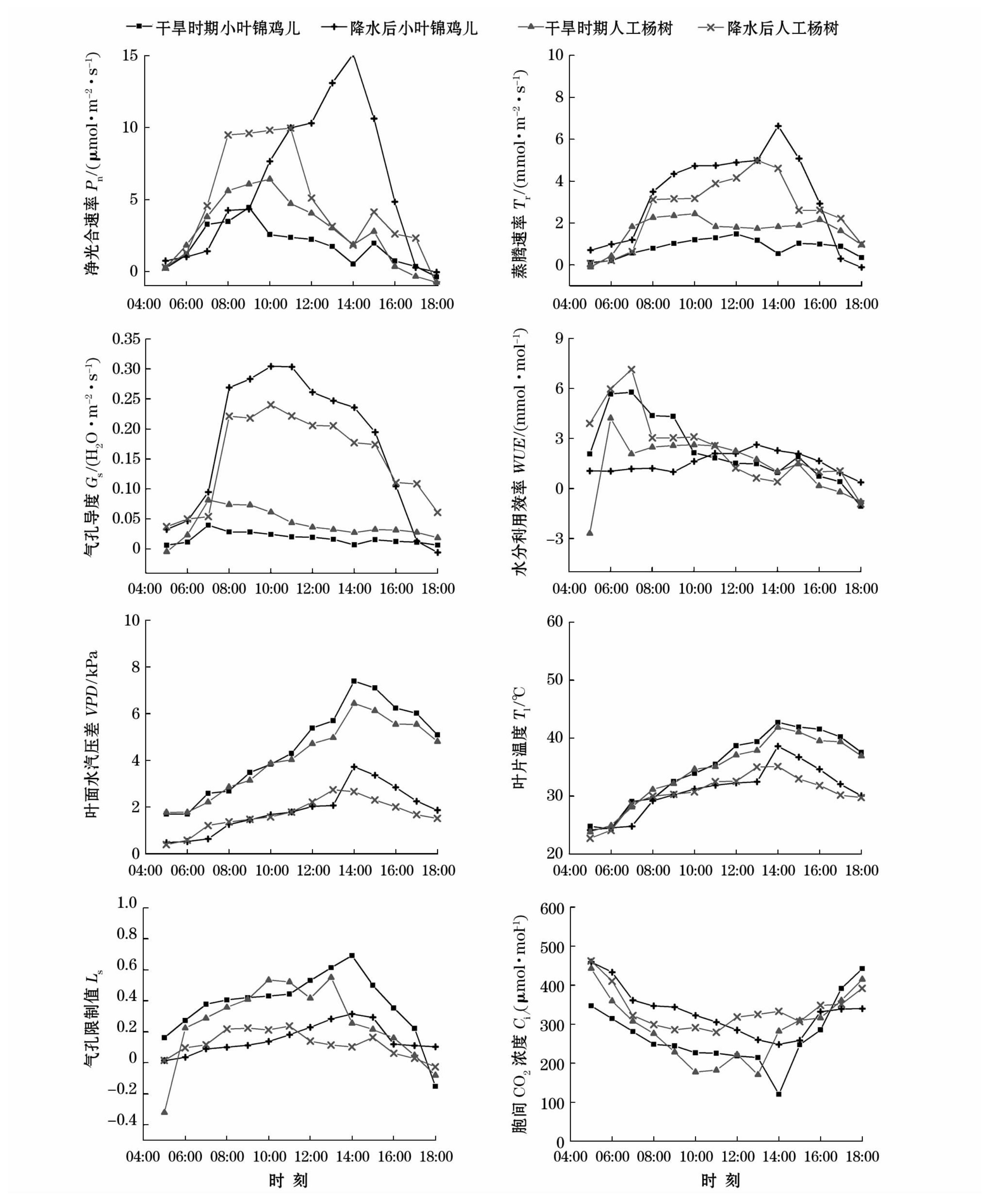


图 2 2 种植物光合特性的日动态变化

Fig. 2 Daily variation of photosynthetic traits of the two plant species

儿 P_n 与生理和环境因子的相关性增强,P_n 与 G_s、T_l、T_a、PAR 和 C_i 成极显著相关,与 VPD、RH 显著相关,表明降水丰沛时期,环境因子对小叶锦鸡儿 P_n 的影响增强。干旱时期和降水后,人工杨树 P_n 均与 G_s、C_i 和 PAR 成极显著相关;此外,干旱时期,人工杨树 P_n 与 VPD、T_l 和 T_a 成负相关关系,而降水后与 VPD、T_l 和 T_a 成正相关关系,但均未达到显著水平。两种植物的 P_n 与 10 cm、20 cm、40 cm 和 80 cm 土

表 1　干旱时期和降水后小叶锦鸡儿与人工杨树光合参数及环境因子的日均值比较

Tab. 1　The comparison of mean values of the daily photosynthetic parameters and environmental factors of *Caragana microphylla* and *Populus* spp. under drought and after precipitation

参数	干旱时期		降水后	
	小叶锦鸡儿	人工杨树	小叶锦鸡儿	人工杨树
净光合速率 P_n/(μmol·m^{-2}·s^{-1})	1.768±1.40a	2.78±2.26ac	5.98±5.13b	4.52±3.76bc
气孔导度 G_s/(H_2O·m^{-2}·s^{-1})	0.02±0.01a	0.04±0.02a	0.17±0.11b	0.15±0.07bc
胞间 CO_2 浓度 C_i/(μmol·mol^{-1})	271.97±81.49a	289.39±86.56abc	330.98±61.07b	337.49±52.52bc
蒸腾速率 T_r/(mmol·m^{-2}·s^{-1})	0.83±0.42a	1.65±0.73ac	3.21±2.19b	2.60±1.06bc
叶面水汽压 *VPD*/kPa	4.52±1.91a	4.14±1.58a	1.86±0.99bc	1.68±0.69c
水分利用效率 *WUE*/(mmol·mol^{-1})	2.30±2.02a	1.40±1.77a	1.52±0.65a	2.41±2.20a
气孔限制值 L_s	0.38±0.21a	0.26±0.25ab	0.15±0.09bc	30.12±0.08c
空气相对湿度 *RH*/%	26.56±9.23a	26.56±9.23a	61.27±13.06b	61.27±13.06b
叶片温度 T_l/℃	35.14±6.23a	34.57±5.77ab	30.94±4.30b	30.48±3.54c
大气温度 T_a/℃	35.57±5.94a	35.57±5.94a	31.27±4.34b	31.27±4.36b
土壤含水率 θ_{10}/%	2.0±0.000 2a	2.0±0.000 2a	4.8±0.003b	4.8±0.01b
土壤含水率 θ_{20}/%	1.0±0.000 3a	1.0±0.000 3a	4.4±0.004b	4.4±0.004b
土壤含水率 θ_{40}/%	2.8±0.000 2a	2.8±0.000 2a	6.5±0.01b	6.5±0.01b
土壤含水率 θ_{80}/%	2.7±0.000 3a	2.7±0.000 3a	6.3±0.01b	6.3±0.01b

注:数据为平均值±标准差,θ_{10}、θ_{20}、θ_{40} 和 θ_{80} 分别表示 10 cm、20 cm、40 cm 和 80 cm 土壤含水率。同行不同字母表示在 0.05 水平上差异显著。

表 2　不同条件下小叶锦鸡儿和人工杨树净光合速率(P_n)及其生理与环境因子的相关系数

Tab. 2　Correlation coefficients between the net photosynthesis rate (P_n) and some physiological and environmental factors of *C. microphylla* and *Populus* spp. in different conditions

	植物种类	气孔导度(G_s)	胞间 CO_2 浓度(C_i)	叶面水汽压差(*VPD*)	叶片温度(T_l)
干旱时期	小叶锦鸡儿	0.896**	-0.466	-0.326	-0.259
	人工杨树	0.773**	-0.800**	-0.249	-0.120
降水后	小叶锦鸡儿	0.741**	-0.831**	0.658*	0.738**
	人工杨树	0.785**	-0.819**	0.080	0.265

	植被种类	光合有效辐射(*PAR*)	相对湿度(*RH*)	大气温度(T_a)	10 cm 土壤含水率(θ_{10})	20 cm 土壤含水率(θ_{20})	40 cm 土壤含水率(θ_{40})	80 cm 土壤含水率(θ_{80})
干旱时期	小叶锦鸡儿	0.061	0.188	-0.265	0.284	-0.096	0.136	-0.056
	人工杨树	0.870**	0.105	-0.137	0.262	-0.229	0.312	-0.305
降水后	小叶锦鸡儿	0.909**	-0.541*	0.709**	-0.155	0.340	-0.124	-0.272
	人工杨树	0.968**	-0.030	0.164	-0.127	0.328	0.201	0.250

注:*,**分别表示在 0.05 和 0.01 水平上显著。

壤含水率的相关关系均未达到显著水平,这可能是由于各层位土壤含水率日内变化不明显,与 P_n 的日内变化无明显的相关性。

经多元逐步回归分析,得到的最优多元回归方程(表 3)。干旱时期和降水后,小叶锦鸡儿和人工杨树 P_n 回归方程的可靠性分别达到 80.3%、81.9%、93.1% 和 93.7%,经过 *F* 检验,回归方程的显著性均达到极显著水平。表明两种植物的 P_n 主要受 G_s 和 *PAR* 的影响,且不论干旱时期还是降水后,小叶锦鸡儿 P_n 均受 G_s 的控制,人工杨树 P_n 均受 *PAR* 的影响。这也说明干旱半干旱地区,G_s 和 *PAR* 是影响灌木和乔木光合特性的主要生理和环境因子。

2.2.2　主要生理和环境因子对 P_n 的影响效应　由通径分析结果可知(表 4):干旱时期,G_s 通过其直接效应对小叶锦鸡儿的 P_n 起促进作用,通径系数为 0.896。*PAR* 和 G_s 对人工杨树 P_n 影响的总效应表现为 *PAR* > G_s,*PAR* 对 P_n 影响的直接效应为 0.633,大于通过 G_s 影响的间接效应,起主导作用;G_s 对 P_n 的直接效应为 0.383,小于其通过 *PAR* 影

表 3　干旱时期和降水后小叶锦鸡儿与人工杨树 P_n 的多元线性回归方程

Tab. 3　Multiple linear regression equations for the net photosynthesis rates of *C. microphylla* and *Populus* spp. under drought and after precipitation

	植物种类	回归方程	R^2	F	Sig
干旱时期	小叶锦鸡儿	$P_n = -0.501 + 128.291G_s$	0.803	48.915	0.000 0
	人工杨树	$P_n = -0.223 + 0.004PAR + 35.568G_s$	0.819	30.468	0.000 0
降水后	小叶锦鸡儿	$P_n = -0.374 + 0.009PAR + 16.534G_s$	0.931	73.825	0.000 0
	人工杨树	$P_n = -0.141 + 0.009PAR$	0.937	179.460	0.000 0

表 4　不同条件下小叶锦鸡儿和人工杨树 P_n 及其主要影响因子之间的通径分析

Tab. 4　Path analysis on the net photosynthetic rates and their affecting factors of *C. microphylla* and *Populus* spp. in different conditions

	植物种类	影响因子	直接效应	间接效应		总效应	决策系数
				PAR	G_s		
干旱时期	小叶锦鸡儿	G_s	0.896			0.896	0.803
	人工杨树	PAR	0.633		0.236	0.87	0.701
		G_s	0.383	0.39		0.773	0.445
降水后	小叶锦鸡儿	PAR	0.534		0.375	0.909	0.686
		G_s	0.270	0.471		0.741	0.327
	人工杨树	PAR	0.968			0.968	0.937

响的间接效应,所以干旱时期 PAR 是影响人工杨树 P_n 的主导因子。降水后,PAR 和 G_s 对小叶锦鸡儿 P_n 的作用效应表现为 $PAR > G_s$,即降水后 PAR 对小叶锦鸡儿 P_n 的影响较大。PAR 对 P_n 影响的直接效应为 0.534,大于其通过 G_s 影响的间接效应。人工杨树 P_n 主要受 PAR 驱动,通径系数为 0.968。降水后,两种植物的 P_n 主要受 PAR 的驱动,这说明降水丰沛时期,荒漠化地区植物光合特性主要受环境因子(PAR)影响。

决策系数分析(表 4)结果表明,干旱时期 G_s 是小叶锦鸡儿 P_n 的主要决策变量,而降水后小叶锦鸡儿 P_n 的主要决策变量为 PAR,不论在干旱时期还是降水后,PAR 均是人工杨树光合特性的决策变量。这说明,不同生活型植物光合特性对环境变化的响应不同,小叶锦鸡儿的光合特性对环境变化更敏感,干旱时期主要受气孔调节作用(G_s)的影响,而降水后主要受环境因子(PAR)的影响,这也恰好印证了荒漠型植物受水分胁迫时光合特性主要受气孔调节的影响,而水分条件良好时主要受环境因子的影响[5,19]。人工杨树光合特性对环境变化的敏感性较弱,干旱时期和降水后,光合特性主要受环境因子(PAR)的影响。

3　结果与讨论

3.1　光合午休

干旱时期,两种植物均表现出明显的“午休”现象,干旱半干旱地区大多数植物都存在这种现象[5,18,20]。小叶锦鸡儿和沙地人工杨树 P_n 的最低值均出现在 14:00 左右。根据 Farquhar 和 Sharkey 的理论[21],“午休”分为由气孔限制因素造成的午休和非气孔限制因素造成的午休。14:00 小叶锦鸡儿的 L_s 升高,C_i 降低,说明小叶锦鸡儿 P_n 的降低是由气孔因素引起的,G_s 降低导致 C_i 降低,致使 P_n 下降,这说明干旱半干旱地区荒漠型植物的气孔调节作用对植物光合作用和蒸腾耗水起着关键作用,能确保植物避免过度失水的同时又充分利用 CO_2 进行光合作用[22]。而人工杨树的 L_s 随 C_i 的升高而降低,说明人工杨树 P_n 的降低是由非气孔限制因素引起的,这可能是由于干旱时期土壤含水率低(表 1),植被蒸腾和土壤水分蒸发使得土壤含水率进一步降低,导致植物叶片严重缺水,气孔不能正常打开,从而引起 P_n 的降低[23]。除此之外,干旱时期 14:00 研究区的温度超过 40 ℃,高温对叶片的光合能力也产生了一定的抑制作用。降水后,小叶锦鸡

儿的“午休”现象消失，这是因为降水后水分供应充足，气孔在午间也维持较高水平，小叶锦鸡儿通过较强的蒸腾作用，以蒸腾耗水的方式来维持其自身叶片温度，这样在小环境范围内提高了 RH、P_n 在午间也持续走高。

3.2 小叶锦鸡儿和人工杨树对干旱的适应机制

干旱使两种植物的 P_n、T_r 和 G_s 均下降，并促使两种植物 P_n 峰值提前。这与于文颖等研究玉米光合特性对水分胁迫的响应结果一致[24]。干旱时期，由于 T_a 过高，光合酶的活性随温度的升高而降低，T_a 对 P_n 产生抑制作用[25]，T_l、VPD 与 T_a 的变化趋势基本一致，均与两种植物的 P_n 呈负相关。不同生活型植物对环境变化的适应机制不同，干旱时期小叶片耐旱型植物可以通过小比表面积保持水分，增强对干旱的适应性[26]，避旱型植物可以通过较高的气孔开放程度，维持较高的气体交换参数，避免干旱胁迫的影响[27]。小叶锦鸡儿通过较强的气孔调节作用，保持较低的蒸腾耗水以提高 WUE，在干旱缺水的环境下生存，对干旱表现出较强的适应性，属于耐旱型植物[2,26]。人工杨树通过较高的 P_n、T_r、G_s 和较低的 WUE 避免干旱胁迫的影响，属于避旱型植物[23,27]。5～6 a 小叶锦鸡儿根系吸水层大多分布在 0～50 cm，0～50 cm 的土壤水分为其主要的水分来源[28]，干旱时期，由于土壤含水率较低（表 1），植物体处于水分亏欠状态，这会使植物叶绿体中参与光合作用的一些酶的活性受到抑制，沙生灌木光合特性主要受气孔调节作用（G_s）的影响，通过较强的气孔调节能力，可保持较低的蒸腾耗水，这与马木木等[29]的研究一致。而杨树属于高耗水型深根系植物，气孔调节能力较弱，其光合特性主要受环境因子（PAR）的影响，这与张津林等[23]的研究一致。沙地杨树主要吸收深层土壤水分和地下水[30-31]，干旱时期和降水后试验点地下水位埋深分别为 5.92 m 和 5.86 m。因此，即使在干旱时期，人工杨树也会得到地下水的供给，保持较高的光合特性。随着时间的延续，小叶锦鸡儿根冠比逐渐增大，根部会逐渐形成较好的水分和土壤条件[32]，抵御干旱的能力会逐渐增强。而杨树主要利用深层土壤水和地下水，如遇到持续时间更长强度更大的干旱，地下水位逐渐下降，杨树得不到地下水的补给，不能满足其高蒸腾耗水的需求，可能逐渐处于竞争劣势而被小叶锦鸡儿所取代。在小叶锦鸡儿和人工杨树混生群落中，小叶锦鸡儿对干旱表现出了较强的适应性，在半固定和固定沙丘中具有较强的固沙作用，而杨树蒸腾耗水较强，对干旱的耐受性较差，不宜在干旱缺水的荒漠化地区大面积种植。

3.3 小叶锦鸡儿和人工杨树对降水的响应机制

降水后，土壤含水率保持较高水平（表 1），根系吸水层水分充足，由于 T_a 的降低和相对湿度（RH）的增加，植物气孔开放程度变大，G_s、C_i 均有所提高，L_s 显著降低，为植物的光合作用提供了充足的 CO_2 和良好的水分条件，促使两种植物降水后 P_n 和 T_r 等气体交换参数都维持较高水平。这说明在干旱半干旱生境下，土壤水分条件是植物进行光合作用的先决条件，这也很好地印证了，干旱半干旱地区，水分是影响植物生理生态过程的主导因子[33-34]。降水后，环境因子对植物光合特性的影响增强，两种植物光合特性主要受环境因子（PAR）影响，但小叶锦鸡儿光合参数变化差异显著，人工杨树的光合特性变化较为稳定。这说明，不同生活型植物对环境变化的响应机制不同，小叶锦鸡儿对降水的敏感性较强，降水后，小叶锦鸡儿迅速吸收土壤水分，通过较强的光合作用恢复健康的生长状态，对环境变化表现出较强的适应性，而人工杨树的光合特性与干旱时期相似，对降水的敏感性较弱。降水后，由于微气象环境的改善，两种植物的 VPD 和 T_l 显著降低，说明气候环境的变化对植物生理特征具有重要影响[33]。此外，由于光合酶与温度的关系密切[25]，降水后植物 T_l 较低，光合酶的活性随温度的升高而增强，T_l 对 P_n 产生促进作用，T_l 与 P_n 成正相关关系，VPD、T_a 与 T_l 的变化趋势大体一致，呈现出相似的变化规律。极端水文事件对植物的光合生理特性影响显著，在两种植物共生的群落中，小叶锦鸡儿对环境变化表现出较强的适应性，在科尔沁沙地防风固沙以及生态修复中的作用不容忽视。

参考文献（References）：

〔1〕 岳广阳，张铜会，赵哈林，等. 科尔沁沙地黄柳和小叶锦鸡儿茎流及蒸腾特征〔J〕. 生态学报，2006，26（10）：3 205－3 213. 〔Yue Guangyang，Zhang Tonghui，Zhao Halin，et al. Characteristic of sap flow and transpiration of *Salix gordejevii* and *Caragana microphylla* in Horqin sandy land，northeast China〔J〕. Acta Ecologica Sinica，2006，26（10）：3 205－3 213.〕

〔2〕 吕扬，刘廷玺，闫雪，等. 科尔沁沙丘－草甸相间地区黄柳和小叶锦鸡儿光合速率对照光强和 CO_2 浓度的响应〔J〕. 生态学杂

志,2016,35(12):3 157 - 3 164.〔Lü Yang,Liu Tingxi,Yan Xue,et al. Response of photosynthetic rate of *Salix gordejevii* and *Caragana microphylla* to light intensity and CO_2 concentration in the dune-meadow transitional area of Horqin sandy land〔J〕. Chinese Journal of Ecology,2016,35(12):3 157 -3 164.〕

〔3〕 闫雪,刘廷玺,吕扬,等. 科尔沁沙丘 - 草甸相间地区过渡带人工杨树林蒸腾耗水特征〔J〕. 中国沙漠,2016,36(6):1 571 - 1 579.〔Yan Xue,Liu Tingxi,Lü Yang,et al. Transpiration of artificial *populus* forest in the dunes-meadow ecotone of Horqin sandy land〔J〕. Journal of Desert Research,2016,36(6):1 571 - 1 579.〕

〔4〕 马仁义,张茜,张强,等. 持续干旱对侧柏和祁连圆柏叶片水分状况及光合作用的影响〔J〕. 干旱区研究,2010,27(1):88 - 96.〔Ma Renyi,Zhang Xi,Zhang Qiang,et al. Effects of continuous drought on water status and photosynthesis of leaves of *Platycladus orientalis* (L.) Franco and *Juniperus przewalskii* Kom〔J〕. Arid Zone Research,2010,27(1):88 -96.〕

〔5〕 李熙萌,卢之遥,马帅,等. 沙生植物差巴嘎蒿光合特性及其模拟研究〔J〕. 草业科学,2011,20(6):293 - 298.〔Li Ximeng,Lu Zhiyao,Ma Shuai,et al. A study on photosynthetic characteristics and simulation of the psammophyte *Artemisia halodendorn*〔J〕. Acta Prataculturae Sinica,2011,20(6):293 - 298.〕

〔6〕 秦景,贺康宁,朱艳艳. 库布齐沙漠几种常见灌木光合生理特征与土壤含水量的关系〔J〕. 北京林业大学学报,2009,31(1):37 - 43.〔Qin Jing,He Kangning,Zhu Yanyan. Relationship between photosynthetic physiological characteristics of several common shrub species and soil water content in Hobq desert of Inner Mongolia,Northern China〔J〕. Journal of Beijing Forestry University,2009,31(1):37 -43.〕

〔7〕 韩刚,赵忠. 不同土壤水分下 4 种沙生灌木的光合光响应特性〔J〕. 生态学报,2010,30(15):4 019 -4 026.〔Han Gang,Zhao Zhong. Light response characteristics of photosynthesis of four xerophilous shrubs under different soil moistures〔J〕. Acta Ecologica Sinica,2010,30(15):4 019 -4 026.〕

〔8〕 迟琳琳. 科尔沁沙地 4 种灌木对干旱胁迫的生理响应〔J〕. 干旱区资源与环境,2017,31(5):158 - 162.〔Chi Linlin. The physiological response to drought stress for four landscape-economical shrubs in Horqin sandy land〔J〕. Journal of Arid Land Resources and Environment,2017,31(5):158 -162.〕

〔9〕 付士磊,周永斌,何兴元,等. 干旱胁迫对杨树光合生理指标的影响〔J〕. 应用生态学报,2006,17(11):2 016 - 2 019.〔Fu Shilei,Zhou Yongbin,He Xingyuan,et al. Effects of drought stress on photosynthesis physiology of *Populus pseudo-simonii*〔J〕. Chinese Journal of Applied Ecology,2006,17(11):2 016 -2 019.〕

〔10〕 Duan L M,Liu T X,Wang X X,et al. Spatio-temporal variations in soil moisture and physicochemical properties of a typical semiarid sand-meadow-desert landscape as influenced by land use〔J〕. Hydrologyand Earth System Sciences,2011,15 (6):1 865 - 1 877.

〔11〕 周全来,杨弘,蒋德明,等. 科尔沁沙地生态防护林体系防护效应评价〔J〕. 应用生态学报,2013,32(3):787 - 794.〔Zhou Quanlai,Yang Hong,Jiang Deming,et al. Effect evaluation of various protective systems in the Horqin sand land〔J〕. Chinese Journal of Applied Ecology,2013,32(3):787 -794.〕

〔12〕 李林芝,张德罡,辛晓平,等. 呼伦贝尔草甸草原不同土壤水分梯度下羊草的光合特性〔J〕. 生态学报,2009,29(10):5 271 - 5 279.〔Li Linzhi,Zhang Degang,Xin Xiaoping,et al. Photosynthetic characteristics of *Leymus chinensis* under different soil moisture grades in Hulunber Prairie〔J〕. Acta Ecologica Sinica,2009,29(10):5 271 -5 279.〕

〔13〕 段利民,童新,吕扬,等. 固沙植被黄柳、小叶锦鸡儿蒸腾耗水尺度提升研究〔J〕. 自然资源学报,2018,33(1):52 -62.〔Duan Limin,Tong Xin,Lü Yang,et al. Upscaling of the transpiration and water consumption of sand-fixing vegetation *Salix gordejevii* and *Caragana microphylla*〔J〕. Journal of Natural Resources,2018,33(1):52 -62.〕

〔14〕 王婧,刘廷玺,雷慧闽,等. 基于涡度相关的半干旱沙区沙丘 - 草甸水热通量对比分析〔J〕. 干旱区研究,2016,33(3):593 - 600.〔Wang Jing,Liu Tingxi,Lei Huimin,et al. Heat and water vapor fluxes of dune-meadow landscape in semiarid area based on eddy covariance measurements〔J〕. Arid Zone Research,2016,33(3):593 -600.〕

〔15〕 吴桂林,蒋少伟,周天河,等. 不同地下水埋深胡杨与柽柳幼苗的水分利用策略比较〔J〕. 干旱区研究,2016,33(1):1 209 - 1 216.〔Wu Guilin,Jiang Shaowei,Zhou Tianhe,et al. Water use strategies of seedlings of *Populus euphratica* and *Tamarix ramosissima* under different groundwater depths〔J〕. Arid Zone Research,2016,33(1):1 209 -1 216.〕

〔16〕 严巧娣,苏培玺,高松. 干旱程度对 C_3 植物红砂和 C_4 植物珍珠光合生理参数的影响〔J〕. 中国沙漠,2012,32(2):365 - 371.〔Yan Qiaodi,Su Peixi,Gao Song. Response of photosynthetic characteristics of C_3 desert plant *Reaumuria soongorica* and C_4 desert plant *Salsola passerina* to different drought degrees〔J〕. Journal of Desert Research,2012,32(2):365 -371.〕

〔17〕 宋小园,朱仲元,刘艳伟,等. 通径分析在 SPSS 逐步线性回归中的实现〔J〕. 干旱区研究,2016,33(1):108 - 113.〔Song Xiaoyuan,Zhu Zhongyuan,Liu Yanwei,et al. Application of path analysis in stepwise liner regression SPSS〔J〕. Arid Zone Research,2016,33(1):108 -113.〕

〔18〕 靳甜甜,傅伯杰,刘国华,等. 不同坡位沙棘光合日变化及其主要环境因子〔J〕. 生态学报,2011,31(7):1 783 - 1 793.〔Jin Tiantian,Fu Bojie,Liu Guohua,et al. Diurnal changes of photosynthetic characteristics of *Hippophae rhamnoides* and the relevant environment factors at different slope locations〔J〕. Acta Ecologica Sinica,2011,31(7):1 783 -1 793.〕

〔19〕 刘颖慧,高琼,贾海坤. 半干旱地区 3 种植物叶片水平的抗旱耐旱特性分析——两个气孔导度模型的应用和比较〔J〕. 植物生态学报,2006,30(1):64 - 70.〔Liu Yinghui,Gao Qiong,Jia Haikun. Leaf-scale drought resistance and tolerance of three plant species in a semi-arid environment:Application and comparison of

two stomatal conductance models[J]. Chinese Journal of Plant Ecology,2006,30(1):64－70.]

[20] 田媛,塔西甫拉提·特依拜,徐贵青. 梭梭与白梭梭气体交换特征对比分析[J]. 干旱区研究,2014,31(3):542－549.[Tian Yuan,Taxiplat Teybay,Xu Guiqing,et al. Gas exchange of *Haloxylon ammodendron* and *Haloxylon persicum*[J]. Arid Zone Research,2014,31(3):542－549.]

[21] Farquhar G D,Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. Annual Review of Plant Physiology,1982,33(1):317－345.

[22] 丁俊祥,邹杰,唐立松,等. 克里雅河流域荒漠－绿洲交错带3种不同生活型植物的光合特性[J]. 生态学报,2015,35(3):733－741.[Ding Junxiang,Zou Jie,Tang Lisong,et al. Photosynthetic characteristics of three different life-form plants in the desert-oasis ecotone of Keriya River Basin[J]. Acta Ecologica Sinica,2015,35(3):733－741.]

[23] 张津林,张志强,查同刚,等. 沙地杨树人工林生理生态特性[J]. 生态学报,2006,26(5):1 524－1 531.[Zhang Jinlin,Zhang Zhiqiang,Zha Tonggang,et al. Physiological regulations of photosynthesis in a poplar plantation on a sandy soil[J]. Acta Ecologica Sinica,2006,26(5):1 524－1 531.]

[24] 于文颖,纪瑞鹏,冯锐,等. 不同生育期玉米叶片光合特性及水分利用效率对水分胁迫的响应[J]. 生态学报,2015,35(9):2 902－2 909.[Yu Wenying,Ji Ruipeng,Feng Rui,et al. Response of water stress on photosynthetic characteristics and water use efficiency of maize leaves in different growth stage[J]. Acta Ecologica Sinica,2015,35(9):2 902－2 909.]

[25] Haldimann P,Feller U. Inhibition of photosynthesis by high temperature in oak (*Quercus pubescens* L.) leaves grown under natural conditions closely correlates with a reversible heat-dependent reduction of the activation state of ribulose－1,5－bisphosphate carboxylase/oxygenase[J]. Plant Cell and Environment,2004,27(9):1 169－1 183.

[26] Givnish T J. On the adaptive significance of leaf form[C]//Solbrig O T,Jain S,Johnson G B,et al. Topics in Plant Population Biology. New York:Columbia University Press,1979:375－407.

[27] Heschel M S,Riginos C. Mechanisms of selection for drought stress tolerance and avoidance in *Impatiens capensis* (Balsaminaceae)[J]. American Journal of Botany,2005,92(1):37－44.

[28] 牛存洋,阿拉木萨,宗芹,等. 科尔沁沙地小叶锦鸡儿地上－地下生物量分配格局[J]. 生态学杂志,2013,32(8):1 980－1 986.[Niu Cunyang,A La musa,Zong Qin,et al. Allocation patterns of above-and below-ground biomass of *Caragana microphylla* in Horqin Sandy Land,North China[J]. Chinese Journal of Ecology,2013,32(8):1 980－1 986.]

[29] 马木木,李熙萌,石沙. 科尔沁沙地黄柳(*Salix gordejevii*)光合特性[J]. 中国沙漠,2015,35(2):352－357.[Ma Mumu,Li Ximeng,Shi Sha. Photosynthetic characteristics of *Salix gordejevii* in Horqin sandy land[J]. Journal of Desert Research,2015,35(2):352－357.]

[30] 高琛,杨新兵,鲁绍伟,等. 北京沙地杨树人工林生态系统水分利用策略[J]. 东北林业大学学报,2014,42(1)1:80－85.[Gao Chen,Yang Xinbing,Lu Shaowei,et al. Strategies on water utilization of poplar plantation ecosystem in Beijing sandy area[J]. Journal of Northeast Forestry University,2014,42(1)1:80－85.]

[31] 李雪松,贾德彬,钱龙娇,等. 基于稳定同位素技术分析不同生长季节杨树水分利用[J]. 生态学杂志,2018,37(3):840－846.[Li Xuesong,Jia Debin,Qian Longjiao,et al. Water use strategy of poplar (*Populus alba*) in different growing seasons based on isotopic analysis[J]. Chinese Journal of Ecology,2018,37(3):840－846.]

[32] 郑肖然,赵国琴,李小雁,等. 氢同位素在内蒙古小叶锦鸡儿灌丛水分来源研究中的应用[J]. 植物生态学报,2015,39(2):184－196.[Zheng Xiaoran,Zhao Guoqin,Li Xiaoyan,et al. Application of stable hydrogen isotope in study of water sources for *Caragana microphylla* bushland in Nei Mongol[J]. Chinese Journal of Plant Ecology,2015,39(2):184－196.]

[33] 杨司睿,范井伟,孙永强,等. 罗布泊腹地人工植被梭梭的光学特性及其对干旱胁迫的响应[J]. 干旱区研究,2018,35(2):379－386.[Yang Sirui,Fan Jingwei,Sun Yongqiang,et al. Photosynthetic characteristics and response of *Haloxylon ammodendorn* to drought stress in hinterland of the Lop Nur[J]. Arid Zone Research,2018,35(2):379－386.]

[34] 褚建民,邓东周,王琼,等. 降雨量变化对樟子松生理生态特性的影响[J]. 生态学杂志,2011,30(12):2 672－2 678.[Chu Jianmin,Deng Dongzhou,Wang Qiong,et al. Effects of precipitation change on eco-physiological characteristics of Mongolian pine[J]. Chinese Journal of Ecology,2011,30(12):2 672－2 678.]

Photosynthetic Traits of *Caragana microphylla* and *Populus* spp. and Their Responses to Climate in the Horqin Sandy Land

BAO Yong-zhi[1], LIU Ting-xi[1,2], DUAN Li-min[1,2], WANG Guan-li[1,2], QI Xiu-jiao[1], HUANG Tian-yu[1], LI Ming-yang[1]

(1. *College of Water Conservancy and Civil Engineering*, *Inner Mongolia Agricultural University*, *Hohhot* 010018, *Inner Mongolia*, *China*;

2. *Inner Mongolia Key Laboratory of Water Resources Conservation and Utilization*, *Hohhot* 010018, *Inner Mongolia*, *China*)

Abstract: In this paper, the photosynthetic traits of *Caragana microphylla* and *Populus* spp. were measured with LI－6400 in field. The adaptability of *C. microphylla* and *Populus* spp. and their response to drought and precipitation were lucubrated after comparing and analyzing the differences in photosynthetic traits of these two plant species and the relationship between their physiological characteristics and environmental factors under drought and after precipitation. The results are as follows: ① Under drought, the net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (T_r) and the stomatal conductance (G_s) of the two mixed-growing plants were decreased significantly, showing a significant "midday depression", and the peak value occurred earlier. The "midday depression" of *C. microphylla* was disappeared after precipitation; ② Pn values of *C. microphylla* and *Populus* spp. were mainly affected by physiological factor (G_s) and environmental factor photosynthetically active radiation (*PAR*). The photosynthetic traits of *C. microphylla* was mainly affected by stomatal regulation (G_s) under drought, and it was mainly affected by environmental factors (*PAR*) after precipitation. The photosynthetic traits of *Populus* spp. were relatively stable under both drought and after precipitation, and they were mainly affected by environmental factors (*PAR*); ③ To adapt drought environment, *C. microphylla* maintained a low Tr and a high water use efficiency (*WUE*), while *Populus* spp. adapted drought by high P_n and Tr and low *WUE*. After precipitation, the change of photosynthetic traits of *C. microphylla* was more significant than that of *Populus* spp. and the former was more sensitive to precipitation than the latter. In mixed community of *C. microphylla* and *Populus* spp., the adaptability of the two plant species to precipitation was significantly different, and *C. microphylla* had a higher adaptability to environment changes.

Key words: photosynthetic trait; *Caragana microphylla*; *Populus* spp.; drought; precipitation; Horqin sandy land, Inner Mongolia